



Math-Net.Ru

Общероссийский математический портал

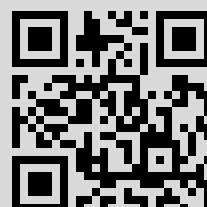
С. В. Нагаев, Л. В. Недорезов, В. И. Вахтель, Вероятностная непрерывно-дискретная модель динамики численности изолированной популяции, *Сиб. журн. индустр. матем.*, 1999, том 2, номер 2, 147–152

Использование Общероссийского математического портала Math-Net.Ru подразумевает, что вы прочитали и согласны с пользовательским соглашением
<http://www.mathnet.ru/rus/agreement>

Параметры загрузки:

IP: 137.250.100.44

18 ноября 2019 г., 14:40:36



ВЕРОЯТНОСТНАЯ НЕПРЕРЫВНО–ДИСКРЕТНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

С. В. Нагаев, Л. В. Недорезов, В. И. Вахтель

Рассматривается вероятностная модель (случайный ветвящийся процесс) динамики численности изолированной популяции, в которой процесс смертности особей носит непрерывный характер, а появление особей новых генераций происходит в фиксированные моменты времени. Для модели найдены условия асимптотического вырождения популяции и оценки скорости изменения численности популяции для случая, когда плодовитость особей не зависит от состояний популяции в предыдущие моменты времени.

Введение. В работе [1], по-видимому, впервые была рассмотрена детерминистская математическая модель динамики численности изолированной популяции (применительно к насекомым, которые в своем развитии проходят несколько качественно различных фаз), в которой гибель особей носит непрерывный характер, а появление особей новых генераций происходит в некоторые фиксированные моменты времени $\{t_k\}$, $k = 0, 1, 2, \dots$. Дальнейшее развитие данный подход к моделированию динамики популяций получил в работе [2]. В частности, там были получены дискретные модели для случаев, когда смертность особей описывается моделью Ферхюльста [3], Мальтуса [4] и Гомпертца [5].

Позже в [6, 7] было показано, что в рамках непараметрической модели, когда интенсивность гибели особей R является положительной ($R(0) > 0$ — интенсивность естественной гибели особей) и монотонно-возрастающей (что учитывает усиление действия саморегуляторных механизмов в ответ на увеличение численности популяции) функцией и плодовитость особей не зависит от состояний популяции в предыдущие моменты времени, численность популяции изменяется монотонно. При этом всегда имеется единственный глобально устойчивый стационарный уровень.

Анализ модели популяции с двухвозрастной структурой [8] и конкуренции двух видов [9] показал, что при постоянной плодовитости особей в рамках этих моделей также не возникает осцилляторных режимов. В работах [6–9] были рассмотрены непараметрические модели, в которых интенсивность смертности особей задавалась серией ограничений-постулатов. Учитывая достаточно высокую степень общности подобных моделей, можно утверждать, что наличие циклических колебаний, например, в рамках модели Морана — Риккера [10, 11], а также моделей конкуренции, построенных на ее основе, обусловлено зависимостью плодовитости особей от состояний популяций в предыдущие моменты времени.

В [12] была рассмотрена вероятностная модель динамики популяции, в рамках которой предполагалось, что смертность носит детерминистский характер, в то время как плодовитость является случайной величиной. В [12] изучается поведение случайного процесса для некоторых частных случаев, когда гибель особей описывается законами Мальтуса, Гомпертца и Ферхюльста. В отличие от работы [12] в данной статье рассматривается ситуация, когда между моментами появления особей новых генераций гибель особей носит вероятностный

характер и описывается процессом чистой гибели. Появление особей новых генераций также носит случайный характер и описывается простым ветвящимся процессом. Для данного случайного процесса получены оценки вероятности вырождения популяции, а также оценка изменения скорости роста численности.

Существует еще одна весьма важная проблема в моделировании динамики численности популяций. А именно, до настоящего момента времени не известно, что же именно описывает детерминистская модель. Предположение (в рамках детерминистских моделей с непрерывным временем) о том, что численность популяции является дифференцируемой функцией от времени, представляется весьма странным, нереальным, поскольку в каждый момент времени численность любой биологической популяции является целым числом.

В настоящее время имеется две точки зрения на эту проблему. Согласно первой из них [13, 14] детерминистские модели описывают динамику популяции для случая, когда ее численность достаточно велика и соответственно при низких значениях эти модели «не работают».

Согласно другой точке зрения [15] детерминистские модели являются уравнениями для среднего числа особей в популяции. В частных случаях это действительно так и, например, модель Мальтуса [4] описывает поведение математического ожидания числа частиц процесса Гальтона — Ватсона с непрерывным временем [16, 17]. Однако в случае, когда вероятности гибели частиц нелинейным образом зависят от общего числа частиц в популяции, вопрос остается открытым. В настоящей работе рассматриваются некоторые вопросы, связанные с решением этой проблемы. Точные результаты будут представлены в наших дальнейших публикациях.

1. Описание модели. Пусть $\{\xi_i^{(k)}\}_{i,k=1}^\infty$ — независимые, одинаково распределенные случайные величины с распределением

$$P(\xi_1^{(1)} = i) = p_i, \quad i = 0, 1, \dots$$

Процессом Гальтона — Ватсона называется процесс, определяемый соотношениями

$$W_0 = k, \quad W_{n+1} = \xi_1^{(n+1)} + \dots + \xi_{W_n}^{(n+1)}.$$

Впервые этот процесс был применен к анализу задачи о вырождении фамилий [16, 17]. Дальнейшие модификации процесса были связаны с учетом наличия в популяции определенной структуры (прежде всего фазовой и возрастной структур), миграционных процессов и т. д. Кроме этого, рассматривались модификации процесса с непрерывным временем.

Основным методом исследования ветвящихся процессов является аппарат производящих функций. Пусть ξ — случайная величина с распределением $\{p_k\}$. Обозначим через $f(s)$ производящую функцию этой случайной величины:

$$f(s) = \mathbf{E}s^\xi = \sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k,$$

где s — вещественная переменная. Пусть также

$$m = f'(1) = \sum_{k=1}^{\infty} k p_k > 0$$

— среднее число потомков, порождаемых одной особью. Отметим, что процесс Гальтона — Ватсона является марковским, причем имеет место равенство

$$\mathbf{E}\{s^{W_n} | W_{n-1} = j\} = [f(s)]^j, \quad j = 1, 2, \dots$$

Для многих реальных процессов, протекающих в природной обстановке, указанные модификации неприемлемы. А именно, динамика природных популяций характеризуется сезонностью размножения, когда особи новых генераций

появляются в определенные фиксированные моменты времени (например, для многих видов млекопитающих, насекомых, рыб и др. это происходит раз в год). Между этими моментами времени наблюдается монотонное снижение численности, обусловленное естественной смертностью особей и действием внутривидовых саморегуляторных механизмов. Соответствующая модификация процесса Гальтона — Ватсона рассматривается в настоящей работе.

Пусть $Z(t)$ — численность популяции в момент времени t . Будем предполагать, что размножение — появление особей новой генерации — происходит через равные промежутки времени, в некоторые фиксированные моменты $t_k = kh$, $k = 1, 2, \dots$, $h = \text{const} > 0$. Предполагаем, что в эти моменты времени каждая особь порождает случайное число потомков, и это число не зависит от размера популяции. Подобная аппроксимация вполне приемлема, в частности, в тех случаях, когда корм не является лимитирующим фактором, проявление действия саморегуляторных механизмов связано не с проявлением конкуренции за ресурс, а с влиянием иных факторов (например, с ингибированием продуктами метаболизма, распространением заболеваний и прочее). В подобной ситуации можно считать, что среднее число потомков каждой особи является величиной постоянной. Заметим, что, например, для многих видов лесных насекомых подобное предположение является оправданным, и корм, находящийся в избытке в лесном биогеоценозе, не является для них лимитирующим фактором.

На интервале (t_k, t_{k+1}) динамику численности популяции будем описывать процессом чистой гибели. Пусть $X(t, n)$ — численность особей в популяции в момент времени t , когда начальная численность равна n , $X(0, n) = n$. Изменение случайной величины $X(t, n)$ за малое время Δ характеризуется соотношениями

$$\begin{aligned} \mathbf{P}\{X(t + \Delta, n) = x - 1 \mid X(t, n) = x\} &= x\mu(x)\Delta + o(\Delta), \\ \mathbf{P}\{X(t + \Delta, n) = x \mid X(t, n) = x\} &= 1 - x\mu(x)\Delta + o(\Delta), \end{aligned}$$

где $\mu(x)$ — интенсивность гибели одной особи за время Δ при условии, что численность популяции равна x . Из этих соотношений получаем, что вероятности $P_i(t) = \mathbf{P}\{X(t, n) = i\}$ того, что численность популяции в момент времени t будет равна i , удовлетворяют следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} P'_i(t) &= -i\mu(i)P_i(t) + (i+1)\mu(i+1)P_{i+1}(t), \quad i = 1, \dots, n-1, \\ P'_n(t) &= -n\mu(n)P_n(t), \end{aligned} \quad (1)$$

с начальными условиями $P_i = \delta_n^i$, где δ_n^i — символ Кронекера, $\delta_n^i = 1$ при $i = n$ и нулю во всех остальных случаях. В дальнейшем предполагаем, что $\mu(x)$ не убывает с ростом x и $\mu(1) > 0$.

Пусть, как и ранее, $\{\xi_i^{(k)}\}_{i,k=1}^\infty$ — независимые, одинаково распределенные случайные величины, $\mathbf{P}\{\xi_1^{(1)} = i\} = p_i$. В этих терминах процесс $Z(t)$ описывается следующим образом:

$$\begin{aligned} Z(0) &= Z_0, \\ Z(t) &= X(t - kh, Z(kh)), \quad t \in (kh, (k+1)h), \quad k = 0, 1, \dots, \\ Z((k+1)h) &= \xi_1^{(k+1)} + \dots + \xi_{X(kh, Z(kh))}^{(k+1)}, \quad k = 0, 1, \dots \end{aligned} \quad (2)$$

Лемма. Если $\mu(x) = \mu$, то $Z(kh)$ является процессом Гальтона — Ватсона с производящей функцией числа потомков одной частицы $g(s) = f(s) \exp(-\mu h) + (1 - \exp(-\mu h))$.

Доказательство. Если $\mu(x) = \mu$, то случайная величина $X(t, n)$ имеет биномиальное распределение с параметром $p(t) = e^{-\mu t}$, т. е.

$$\mathbf{P}(X(t; n) = k) = C_n^k p^k(t) (1 - p(t))^{n-k}$$

(см., например, [16, с. 105]). Отсюда

$$\begin{aligned}\mathbf{E}\{s^{Z(h)} \mid Z(0) = n\} &= \sum_{k=0}^n f^k(s) \mathbf{P}(X(t; n) = k) \\ &= \sum_{k=0}^n C_n^k (f(s)p(t))^k (1-p(t))^{n-k} \\ &= [e^{-\mu h} f(s) + (1 - e^{-\mu h})]^n = \mathbf{E}^n \{s^{Z(h)} \mid Z(0) = 1\}.\end{aligned}$$

Аналогично для любого $k > 1$

$$\mathbf{E}\{s^{Z(kh)} \mid Z((k-1)h) = n\} = [e^{-\mu h} f(s) + (1 - e^{-\mu h})]^n,$$

а это равносильно утверждению леммы.

Будем говорить, что случайная величина ψ_1 больше случайной величины ψ_2 по распределению, и обозначать

$$\psi_1 \geq^d \psi_2,$$

если $\mathbf{P}(\psi_1 \geq x) \geq \mathbf{P}(\psi_2 \geq x)$ для всякого x .

2. Неустойчивость процесса $Z(kh)$. Случайный процесс $X(t)$ называется *регулярным*, если вероятность того, что его значения конечны, равна единице, $\mathbf{P}\{X(t) < \infty\} = 1$ для всех значений $t \in [0, \infty)$. Пусть Y_k — процесс Гальтона — Ватсона, определяемый соотношениями

$$\begin{aligned}Y_0 &= Z_0, \\ Y_{k+1} &= \xi_1^{(k+1)} + \dots + \xi_{Y_k}^{(k+1)}, \quad k = 0, 1, \dots\end{aligned}\tag{3}$$

Из соотношений (2) и (3) получаем, что

$$Z(kh) \leq^d Y_k.$$

Регулярность процесса $Z(t)$ непосредственно следует из последнего равенства и регулярности процесса Y_k .

Очевидно, что последовательность $Z(kh)$, $k = 0, 1, \dots$, является цепью Маркова. Для всякого $i \geq 1$ положим

$$R_i = \mathbf{P}\{Z(jh) = i \text{ для некоторого } j \geq 1 \mid Z(0) = i\}.$$

Тогда имеем

$$R_i < 1 - \mathbf{P}\{Z(h) = 0 \mid Z(0) = i\} < 1.\tag{4}$$

Из этого неравенства следует, что

$$\mathbf{P}\{Z(jh) = i \text{ для бесконечногочисла } j\} = 0.$$

Следовательно,

$$\mathbf{P}\{Z(kh) \rightarrow \infty \text{ при } k \rightarrow \infty\} + \mathbf{P}\{Z(kh) = 0 \text{ для некоторого } k\} = 1.\tag{5}$$

3. Вероятность вырождения. Пусть $q = \mathbf{P}\{Z(kh) = 0 \text{ для некоторого } k \geq 1\}$ — вероятность вырождения процесса. Справедливо следующее утверждение.

Теорема 1. 1. Если $\mu(k) > \ln m/h$ при достаточно больших k , то тогда процесс вырождается с вероятностью 1, $q = 1$.

2. Если $\mu(k) < \ln m/h - \varepsilon$ для всякого k , то $q < q_0^{Z_0}$, где q_0 — наименьший корень уравнения

$$x = f(x) \frac{e^{h\varepsilon}}{m} + 1 - \frac{e^{h\varepsilon}}{m}.$$

Доказательство теоремы 1 основывается на следующей теореме сравнения.

Теорема 2. Пусть процессы $X_1(t)$ и $X_2(t)$ определяются системой дифференциальных уравнений (1) с $\mu(k) = \mu_i(k)$, $i = 1, 2$, причем $\mu_1(k) \leq \mu_2(k)$ для всех $k \geq 1$. Тогда

$$Z_1(t) \geq^d Z_2(t),$$

где $Z_1(t)$ и $Z_2(t)$ строятся с помощью $X_1(t)$ и $X_2(t)$ согласно формулам (2).

ДОКАЗАТЕЛЬСТВО. Процесс чистой гибели $X(t)$ можно описать как неоднородный по времени процесс восстановления или отождествить гибель с восстановлением. Если τ_j — промежуток времени между j -м и $(j+1)$ -м восстановлениями, то

$$\tau_j =^d \frac{\eta}{(X(0) - j)\mu(X(0) - j)},$$

где η — случайная величина, имеющая стандартное показательное распределение, т. е.

$$\mathbf{P}(\eta > x) = e^{-x}.$$

Кроме того, τ_j взаимно независимы. Обозначим $S(n) = \sum_0^n \tau_j$. Очевидно, $S(n)$ есть момент n -го восстановления и

$$\mathbf{P}(S(n) > t) = \mathbf{P}(X(t) \geq X(0) - n) \quad (6)$$

при любом начальном значении $X(0)$. Пусть $S_1(n)$ и $S_2(n)$ — моменты n -го восстановления соответственно для $X_1(t)$ и $X_2(t)$. Тогда

$$S_1(n) \leq^d S_2(n). \quad (7)$$

Действительно,

$$\{\xi_1 \geq^d \eta_1, \xi_2 \geq^d \eta_2\} \Rightarrow \{\xi_1 + \xi_2 \geq^d \eta_1 + \eta_2\}, \quad (8)$$

если ξ_1 не зависит от ξ_2 , а η_1 от η_2 . Отсюда по индукции следует (7) для любого n . Сопоставляя (6) и (7), заключаем, что при любом начальном $X(0)$

$$X_1(t) \geq^d X_2(t). \quad (9)$$

В свою очередь, (8) и (9) приводят к неравенству

$$Z_1(t) \geq^d Z_2(t), \quad 0 < t \leq h.$$

Применяя еще раз (8), получаем, что

$$Z_1(t) \geq^d Z_2(t)$$

для $h < t \leq 2h$ и т. д. Теорема 2 доказана.

Докажем теперь теорему 1. Пусть выполнено условие 2. Положим

$$\tilde{\mu}(k) = \frac{\ln m}{h} - \varepsilon.$$

Согласно лемме, доказанной во введении, процесс чистой гибели, соответствующий последовательности $\tilde{\mu}(k)$, является процессом Гальтона — Ватсона с производящей функцией

$$g(s) = f(s) \frac{e^{h\varepsilon}}{m} + 1 - \frac{e^{h\varepsilon}}{m}.$$

В соответствии с предположениями

$$g'(1) = e^{h\varepsilon} > 1.$$

Поэтому (см., например, [17]) $q_0 < 1$. Остается применить теорему 2.

Перейдем теперь к условию 1. Положим

$$k_0 = \min\{k : \mu(k) > \ln m/h\}$$

и определим последовательность $\tilde{\mu}(k)$ следующим образом:

$$\tilde{\mu}(k) = \max(\mu(k), \mu(k_0)).$$

Пусть $\tilde{X}(t)$ — процесс чистой гибели, который определяется последовательностью $\tilde{\mu}(k)$, а процесс $\tilde{Z}(t)$ строится по $\tilde{X}(t)$ посредством алгоритма, описываемого равенствами (2). Очевидно, что $\tilde{Z}(t) =^d Z(t)$ до первого попадания в множество $\{k : k < k_0\}$. С другой стороны, в силу теоремы 2

$$\tilde{Z}(t) \leq^d Z_0(t), \quad (10)$$

где процесс $Z_0(t)$ строится по последовательности $\mu(k) \equiv \mu(k_0)$. По лемме $Z_0(kh)$ является процессом Гальтона — Ватсона с производящей функцией

$$g_0(s) = f(s)e^{-\mu(k_0)h} + 1 - e^{-\mu(k_0)h}.$$

Ясно, что $g'_0(1) < 1$. Значит (см., например, [17]), процесс $Z_0(kh)$ вырождается с вероятностью 1. Учитывая (10), можно утверждать, что и $\tilde{Z}(t)$ вырождается с вероятностью 1.

Это, в свою очередь, означает, что $Z(t)$ с вероятностью 1 попадает в множество $\{k : k < k_0\}$ бесконечно часто. Следовательно, процесс $Z(t)$ уходит на бесконечность с нулевой вероятностью. В силу (5) это означает, что $q = 1$.

ЛИТЕРАТУРА

1. Kostitzin V. A. La Biologie Mathematique. Paris: A. Colin, 1937.
2. Poulsen E. T. A model for population regulation with density- and frequency-dependent selection // J. Math. Biol. 1979. V. 8. P. 325–348.
3. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement // Corresp. Math. et Phys. 1838. V. 10 P. 113–121.
4. Malthus T. R. An essay on the principle of population. London: Johnson, 1798.
5. Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining life contingencies // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1825. V. 115. P. 513–585.
6. Недорезов Л. В., Недорезова Б. Н. Модификация моделей Морана — Риккера динамики численности изолированной популяции // Журн. общей биологии. 1994. Т. 55, № 4–5. С. 514–521.
7. Nedorezov L. V., Nedorezova B. N. Correlation between models of population dynamics in continuous and discrete time // Ecological Modelling. 1995. V. 82. P. 93–97.
8. Nedorezov L. V., Neclyudova V. L. Two-age model of isolate population dynamics // Advances in modeling and analysis. 1997. V. 32, N 1–2. P. 26–41.
9. Nedorezov L. V., Nazarov I. N. About some models of population dynamics with nonoverlapping generations // Advances in modeling and analysis. 1997. V. 32, N 1–2. P. 16–24.
10. Moran P. A. P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrika. 1950. V. 6, N 3. P. 250–258.
11. Ricker W. E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. board of Canada. 1954. V. 11, N 5. P. 559–623.
12. Aagaard-Hansen H., Yeo G. F. A stochastic discrete generation birth, continuous death population growth model and its approximate solution // J. Math. Biol. 1984. V. 20. P. 69–90.
13. Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. Вып. 25. М.: Наука, 1972. С. 101–106.
14. Kolmogoroff A. N. Sulla theoria di Volterra della lotta per l'esistenza // Giornale dell'Inst. Italiano degli actuari. 1936. V. 7. P. 74–80.
15. Ляпунов А. А., Багриновская Г. П. О методологических вопросах математической биологии // Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 5–18.
16. Баруча-Рид А. Т. Элементы теории марковских процессов и их приложения. М.: Наука, 1966.
17. Харрис Т. Теория ветвящихся процессов. М.: Мир, 1966.